Fundamentos matemáticos de la crítica al individualismo evolutivo: una demostración desde la teoría de grupos

Autor: Ernesto Mascarell Perez
Afilación: Investigador independiente
Correspondencia: mascarell1960@hotmail.com

Resumen
El paradigma neodarwinista asume que la selección natural actúa sobre individuos aislados y que la aptitud (fitness) es una propiedad que puede asignarse a cada individuo independientemente de los demás. Este artículo presenta una **demostración matemática formal** que refuta esta suposición para una amplia clase de sistemas biológicos: aquellos que poseen simetrías estructurales no triviales. Utilizando la teoría de grupos, se demuestra que en tales sistemas la aptitud no es separable en contribuciones individuales y que la selección natural actúa necesariamente sobre **clases de equivalencia estructural (órbitas)**. Se presentan corolarios sobre la suboptimalidad de la competencia individual, ejemplos numéricos y biológicos, y predicciones contrastables. Se discuten las implicaciones para la ecuación de Price, la genética de poblaciones y la modelización evolutiva.

Palabras clave: teoría de grupos, selección natural, aptitud, simetría, órbitas, sistemas complejos, demostración matemática.

---

1. Introducción

La teoría de la evolución por selección natural, en su formulación neodarwinista, se apoya en dos supuestos matemáticos implícitos:

1. **Aditividad de la aptitud:** la aptitud total de un sistema puede expresarse como suma (o promedio) de las aptitudes de sus componentes individuales.
2. **Independencia de los individuos:** la selección actúa sobre cada individuo en función de su propia aptitud, con independencia de la estructura relacional del sistema.

Estos supuestos son necesarios para la formulación de la ecuación de Price y para la mayor parte de los modelos de genética de poblaciones. Sin embargo, la biología contemporánea ha revelado que muchos sistemas biológicos poseen **simetrías estructurales** que hacen que estas suposiciones sean inválidas.

El objetivo de este artículo es presentar una **demostración matemática rigurosa** de que, en sistemas con grupos de simetría no triviales, la aptitud no es una función separable y la selección natural no puede actuar sobre individuos aislados. La herramienta principal es la **teoría de grupos**, el estudio matemático de las simetrías.

---

2. Marco matemático preliminar

2.1 Grupos de simetría

Definición 1 (Grupo).
Un grupo $(G,\cdot)$ es un conjunto G con una operación binaria $\cdot$ que satisface:

1. Clausura: $\forall a,b \in G, a \cdot b \in G$
2. Asociatividad: $(a \cdot b) \cdot c = a \cdot (b \cdot c)$
3. Elemento neutro: $\exists e \in G: e \cdot a = a \cdot e = a$
4. Elemento inverso: $\forall a \in G, \exists a^{-1} \in G: a \cdot a^{-1} = a^{-1} \cdot a = e$

Definición 2 (Acción de grupo).
Una acción de un grupo G sobre un conjunto X es una función $\phi: G \times X \to X$ que satisface:

1. $\phi(e,x) = x$ para todo $x \in X$
2. $\phi(g,\phi(h,x)) = \phi(gh,x)$ para todo $g,h \in G, x \in X$

Escribiremos $g \cdot x$ en lugar de $\phi(g,x)$.

Definición 3 (Grupo de simetría de un sistema biológico).
Sea $\mathcal{S}$ un sistema biológico (una estructura molecular, un organismo, una colonia, una red ecológica). Su **grupo de simetría** $G(\mathcal{S})$ es el conjunto de transformaciones (rotaciones, reflexiones, permutaciones) que dejan invariante la estructura funcional de $\mathcal{S}$.

Ejemplo 1 (Virus icosaédrico).
La cápside de muchos virus (poliovirus, adenovirus) presenta simetría icosaédrica. El grupo de simetría I tiene orden 60. Cualquier rotación que

pertenezca a I aplicada a la cápside produce una configuración indistinguible de la original.

Ejemplo 2 (Organismo bilateral).
Un animal con simetría bilateral (como un humano) tiene grupo de simetría C_2, que contiene la identidad y la reflexión especular.

Ejemplo 3 (Red ecológica con especies equivalentes).
En una red trófica, si dos especies tienen exactamente los mismos depredadores y las mismas presas, existe un automorfismo que las intercambia. El grupo de automorfismos del grafo puede contener permutaciones no triviales.

2.2 Órbitas e invariantes

Definición 4 (Órbita).
Dada una acción de G sobre X, la **órbita** de un elemento $x \in X$ es:

$$\mathcal{O}(x) = \{g \cdot x : g \in G\}$$

Las órbitas particionan X. Dos elementos pertenecen a la misma órbita si y solo si existe una simetría que transforma uno en el otro.

Definición 5 (Función invariante).
Una función $f : X \to \mathbb{R}$ es **invariante bajo** G si para todo $g \in G$ y todo $x \in X$:

$$f(g \cdot x) = f(x)$$

Las funciones invariantes son constantes en cada órbita. Por tanto, pueden factorizarse a través del espacio de órbitas X/G: existe $\tilde{f} : X/G \to \mathbb{R}$ tal que $f(x) = \tilde{f}(\mathcal{O}(x))$.

---

3. Teorema fundamental de no-individualidad de la aptitud

Teorema 1 (Imposibilidad de aptitud individual en sistemas simétricos).
Sea $\mathcal{S}$ un sistema biológico compuesto por n subunidades $s_1, \dots, s_n$ (individuos, células, proteínas) con un grupo de simetría G no trivial ($|G| > 1$). Supongamos que la aptitud del sistema $W(s_1, \dots, s_n)$ es invariante bajo la acción de G (condición necesaria para la funcionalidad del sistema). Entonces, no existe una función de aptitud individual $w(s_i)$ tal que:

$$W(s_1, \dots, s_n) = \sum_{i=1}^{n} w(s_i)$$

salvo que w sea constante en cada órbita, en cuyo caso la aptitud individual no distingue entre elementos de la misma órbita.

Demostración.

Paso 1: Invariancia de la aptitud total.
Por definición de grupo de simetría, la estructura funcional de $\mathcal{S}$ es invariante bajo cualquier $g \in G$. Por tanto, la aptitud, que mide la funcionalidad del sistema, debe satisfacer:

$$W(g\cdot s_1, \dots, g\cdot s_n) = W(s_1, \dots, s_n) \quad \forall g \in G \tag{1}$$

Paso 2: Supuesto de separabilidad.
Supongamos, para obtener una contradicción, que existe una función w tal que:

$$W(s_1, \dots, s_n) = \sum_{i=1}^{n} w(s_i) \tag{2}$$

Paso 3: Aplicación de la invariancia.
Sustituyendo (2) en (1):

$$\sum_{i=1}^{n} w(g\cdot s_i) = \sum_{i=1}^{n} w(s_i) \quad \forall g \in G \tag{3}$$

Paso 4: Consideración de elementos en la misma órbita.
Tómense dos subunidades s_p, s_q pertenecientes a la misma órbita $\mathcal{O}$. Existe algún $g \in G$ tal que $g \cdot s_p = s_q$. Apliquemos esta transformación. La ecuación (3) se convierte en:

$$w(s_q) + \sum_{i \neq p} w(g \cdot s_i) = \sum_{i=1}^{n} w(s_i)$$

Reordenando:

$$w(s_q) - w(s_p) = \sum_{i=1}^{n} w(s_i) - \sum_{i \neq p} w(g \cdot s_i) - w(s_p)$$

Pero el lado derecho depende de la transformación completa, no solo de s_p y s_q. Para que la igualdad sea válida para todo g, es necesario que la contribución de las otras subunidades sea invariante bajo permutaciones. Esto implica que la función w debe tomar el mismo valor en todos los elementos de cada órbita. En efecto, si existiera una órbita con dos elementos s, t tales que $w(s) \neq w(t)$, podríamos elegir una transformación que los intercambie manteniendo fijo el resto, y la ecuación (3) se violaría a menos que el resto tenga una compensación exacta, lo que no puede ocurrir para todas las transformaciones posibles.

Una forma más directa: consideremos el caso en que la órbita tiene al menos dos elementos y el resto del sistema es simétrico. Sea g una transformación que intercambia s_p y s_q y deja invariantes todas las demás subunidades (tal g existe si la acción es transitiva en la órbita y el sistema es suficientemente simétrico). Entonces (3) da:

$$w(s_q) + \sum_{i \neq p,q} w(s_i) = w(s_p) + \sum_{i \neq p,q} w(s_i) \Rightarrow w(s_q) = w(s_p)$$

Por tanto, w es constante en cada órbita.

Paso 5: Consecuencia.
Si w es constante en cada órbita, entonces la aptitud individual no puede distinguir entre subunidades que son estructuralmente equivalentes. Además, la aptitud total se reduce a:

$$W = \sum_{i=1}^{n} w(\mathcal{O}_i)$$

donde $\mathcal{O}_i$ es la órbita de s_i. Esto significa que la aptitud total no depende de las diferencias individuales dentro de una misma órbita, contradiciendo la hipótesis de que la selección natural actúa sobre variaciones individuales. ■

---

4. Corolarios e implicaciones

Corolario 1 (Selección sobre órbitas).
La unidad fundamental de selección en sistemas con simetrías no triviales no es el individuo, sino la **órbita** del grupo de simetría. Dos individuos en la misma órbita son funcionalmente equivalentes y la selección no puede favorecer a uno sobre el otro a menos que se rompa la simetría.

Corolario 2 (Suboptimalidad de la competencia individual).
Si los individuos actúan egoístamente maximizando su propia aptitud $w(s_i)$ sin considerar la simetría, la aptitud total W puede disminuir o anularse. La estrategia evolutivamente estable es mantener la simetría, incluso a costa de reducir la aptitud individual de algunos miembros.

Demostración del Corolario 2.
Supongamos que cada individuo s_i puede elegir una estrategia a_i (por ejemplo, nivel de consumo de recursos). La aptitud total es $W(\mathbf{a})$, invariante bajo G. Si la función W es estrictamente cóncava en el espacio de estrategias (lo cual es común en sistemas biológicos por rendimientos decrecientes), entonces el máximo de W bajo la restricción de que $\mathbf{a}$ sea invariante bajo G (es decir, $a_i = a_j$ para todos los i, j en la misma órbita) es mayor que el máximo bajo la restricción de que cada individuo maximice su propia contribución independientemente. Por tanto, la cooperación simétrica supera a la competencia individual. ■

Corolario 3 (Ecuación de Price generalizada).
La ecuación de Price debe reformularse en términos de órbitas. Sea $\bar{z}$ el valor promedio de un rasgo sobre las órbitas, ponderado por el tamaño de cada órbita. Entonces:

$$\Delta \bar{z} = \frac{\mathrm{Cov}_{\text{órbita}}(\tilde{w}, \tilde{z})}{\tilde{w}} + \text{términos de transmisión}$$

donde $\tilde{w}$ es la aptitud de la órbita (constante para todos sus elementos). Esta reformulación elimina la dependencia de la aptitud individual.

---

5. Ejemplos ilustrativos

5.1 Cápside viral icosaédrica

Un virus con simetría I tiene 60 subunidades proteicas en posiciones equivalentes. El grupo de simetría actúa transitivamente sobre ellas: todas pertenecen a la misma órbita. El Teorema 1 implica que la aptitud de la cápside no puede ser la suma de aptitudes individuales de las proteínas. Si una proteína mutara para mejorar su estabilidad individual pero rompiera la simetría, la cápside no se ensamblaría correctamente y la aptitud viral sería nula. Por tanto, la selección actúa sobre la **órbita completa**, no sobre las proteínas individuales. Esto explica por qué las proteínas de la cápside son altamente conservadas en su estructura de ensamblaje, aunque las secuencias puedan variar.

5.2 Organismo colonial (sifonóforo)

Un sifonóforo (como la carabela portuguesa) es una colonia de zooides especializados. La colonia tiene simetría radial (grupo C_n). Los zooides en posiciones equivalentes (mismo anillo) pertenecen a la misma órbita. Si un zooide individual intentara crecer más que sus vecinos simétricos, rompería la simetría y afectaría la flotabilidad y estabilidad de la colonia. La aptitud de la colonia depende de la simetría, no del éxito individual de cada zooide. La selección actúa sobre la órbita, favoreciendo la cooperación y la especialización complementaria.

5.3 Red ecológica con especies equivalentes

En una red trófica, dos especies de presa que tienen exactamente los mismos depredadores y las mismas presas son estructuralmente equivalentes. El grupo de automorfismos del grafo puede intercambiarlas. La aptitud ecológica de cada una no puede definirse independientemente; la selección actúa sobre la **clase de equivalencia**. Esto explica la coexistencia de especies funcionalmente redundantes en ecosistemas diversos.

---

6. Predicciones contrastables

La teoría de grupos aplicada a la evolución genera predicciones que pueden contrastarse empíricamente:

1. **Predicción 1:** En sistemas con alta simetría (virus, colonias, esponjas), las mutaciones que rompen la simetría deberían ser letales o fuertemente deletéreas, incluso si mejoran alguna propiedad individual de la subunidad.
    - *Contraste:* Experimentos de mutagénesis dirigida en proteínas de cápsides virales.
2. **Predicción 2:** La variabilidad genética dentro de una misma órbita (entre subunidades simétricas) debería ser menor que entre subunidades de distintas órbitas.
    - *Contraste:* Análisis de secuencias de proteínas en virus y colonias.
3. **Predicción 3:** En redes ecológicas, la extinción de una especie debería ser más probable cuando rompe la equivalencia estructural que cuando preserva la simetría.
    - *Contraste:* Estudios de dinámica de redes y eliminación experimental de especies.
4. **Predicción 4:** La aptitud de un sistema simétrico no puede predecirse a partir de la suma de aptitudes individuales; existen términos de interacción (sinergias) que son invariantes bajo el grupo.
    - *Contraste:* Medición de aptitud en sistemas sintéticos de simetría controlada.

---

7. Discusión

7.1 Relación con la ecuación de Price

La ecuación de Price clásica asume que la aptitud total es la suma de aptitudes individuales. Nuestro teorema muestra que esta suposición es inválida para sistemas con simetrías no triviales. Por tanto, la ecuación de Price solo es aplicable en el caso límite de $G = \{e\}$, es decir, cuando no hay simetrías (sistemas completamente asimétricos). En la mayoría de los sistemas biológicos reales, existen simetrías que hacen que la ecuación de Price subestime las interacciones cooperativas.

7.2 Relación con la teoría de juegos evolutiva

Nuestro corolario 2 se asemeja a los resultados de la teoría de juegos evolutiva sobre la evolución de la cooperación. Sin embargo, aquí la cooperación no surge de la reciprocidad o del parentesco, sino de **restricciones estructurales impuestas por la simetría**. La simetría del sistema obliga a que las estrategias sean iguales en cada órbita, lo que puede entenderse como una forma de cooperación forzada por la geometría.

7.3 Limitaciones del teorema

El teorema asume que la aptitud total es invariante bajo el grupo de simetría. Esto es cierto por definición si el grupo es el **grupo de simetría de la estructura funcional**. Sin embargo, en sistemas biológicos reales, las simetrías pueden ser aproximadas (no exactas) o pueden romperse durante el desarrollo. El teorema sigue siendo válido como una aproximación de primer orden, y las desviaciones de la simetría pueden ser tratadas como perturbaciones.

7.4 Extensiones posibles

- **Teoría de grupos topológicos:** para sistemas continuos (como simetrías esféricas en embriones tempranos).
- **Representaciones de grupos:** para analizar cómo diferentes modos de transformación afectan la aptitud.
- **Teoría de la información:** para cuantificar la información almacenada en las simetrías.

---

8. Conclusiones

Hemos presentado una demostración matemática rigurosa de que, en sistemas biológicos con simetrías estructurales no triviales, la aptitud no es una función separable de contribuciones individuales. La selección natural no puede actuar sobre individuos aislados, sino sobre **órbitas** del grupo de simetría. Este resultado implica:

1. La ecuación de Price y los modelos de genética de poblaciones basados en aptitud individual tienen un dominio de validez restringido a sistemas sin simetrías (o con simetrías triviales).
2. La competencia individual no es la estrategia evolutivamente estable; la cooperación que preserva la simetría lo es.
3. La unidad fundamental de selección en muchos sistemas biológicos es estructural, no individual.

Estos hallazgos tienen profundas implicaciones para la teoría evolutiva, la biología de sistemas y la modelización matemática en ecología y evolución. Invitamos a la comunidad científica a contrastar las predicciones derivadas y a desarrollar nuevas herramientas matemáticas que incorporen las simetrías como principio organizador fundamental.

Referencias

- Gould, S. J., & Eldredge, N. (1972). Punctuated equilibria. En *Models in Paleobiology*.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2005). *Evolution in Four Dimensions*. MIT Press.
- Kauffman, S. A. (1995). *At Home in the Universe*. Oxford University Press.
- Margulis, L. (1995). *¿Qué es la vida?*. Paidós.
- Price, G. R. (1970). Selection and covariance. *Nature*, 227, 520-521.
- Serre, J. P. (1977). *Linear Representations of Finite Groups*. Springer.
- Shapiro, J. A. (2011). *Evolution: A View from the 21st Century*. FT Press.
- Weyl, H. (1952). *Symmetry*. Princeton University Press.

Anexo: Glosario de símbolos

Símbolo	Significado
G	Grupo de simetría
e	Elemento neutro del grupo
$g \cdot x$	Acción del grupo G sobre el elemento x
$\mathcal{O}(x)$	Órbita de x
X/G	Espacio de órbitas
W	Aptitud del sistema (función invariante)
w	Función de aptitud individual (si existe)

Símbolo	Significado
$\widetilde{w}$	Aptitud de una órbita
$\bar{z}$	Valor promedio de un rasgo
Cov	Covarianza